http://www.icn.unal.edu.co/ Caldasia 33(1):177-191. 2011

DIVERSIDAD Y DISTRIBUCIÓN DE DIATOMEAS EN UN ARROYO DE MONTAÑA DE LOS ANDES COLOMBIANOS

Diversity and distribution of diatoms in a mountain stream of the Colombian Andes

EDNA PEDRAZA-GARZÓN
JOHN DONATO-RONDÓN
Departamento de Biología, Universidad Nacional de Colombia, Apartado 7495, Bogota D.C., Colombia. ednapedraza@yahoo.com, jcdonator@bt.unal.edu.co

RESUMEN
Se estudió la distribución de las diatomeas en un río de alta montaña de la cordillera oriental de los Andes colombianos durante diciembre de 2006 a octubre 2007, mediante el análisis de la comunidad asociada a los coriotopos hojarasca, tronco y roca en tres puntos del sector medio del río Tota (Boyacá, Colombia). El objetivo fue establecer la estructura de las diatomeas bénticas y los factores ambientales que la determinan en diferentes tramos y sustratos ubicados a lo largo de un gradiente longitudinal. Se analizó la composición y se contrastó a partir de pruebas de comparación múltiple, ANOVA y análisis de ordenación. Solo el caudal y la temperatura del agua se comportaron de manera sincrónica con la variación hidroclimática, mientras que el pH y la concentración de nutrientes respondieron de manera particular. Durante la época de bajo caudal se observó la dominancia de *Melosira varians* en la parte alta del río, mientras que en los tramos de zonas mas bajas se registró la dominancia de *Rhoicosphenia abbreviata.* En la temporada de altos caudales en las tres estaciones *Rhoicosphenia abbreviata* fue el taxón dominante. Estacionalmente se midió un incremento en la diversidad, con mayores valores en la temporada de aguas altas. Los tramos presentaron respuesta diferencial a la acción del caudal, siendo el tramo Tota el menos influenciado, mientras que el tramo Iza se relacionó positivamente con esta variable. Las diatomeas asociadas a los diferentes coriotopos no presentaron diferencias en diversidad o composición. El río Tota es un sistema de diversidad baja, con leves variaciones longitudinales y entre coriotopos y la comunidad de diatomeas responde a la variación estacional hidrológica y a los gradientes en los nutrientes.

Palabras clave. Gradiente longitudinal, caudal, fosfatos, coriotopos, tramo.

ABSTRACT
Community structure of benthic diatoms was studied on three natural substrates in three areas along the Tota stream to determine the environmental factors related to the distribution of diatoms in different areas and on different substrates along a longitudinal gradient. Community composition was analyzed and contrasted using multiple comparison tests, ANOVA, and ordination techniques. Only the flow and the temperature showed synchronization with hydroclimatic regime, while pH and nutrient concentration showed a different pattern. Through periods of low flow, *Melosira varians* was dominant upstream, while *Rhoicosphenia abbreviata* was dominant

downstream. During high flow periods *R. abbreviate* dominated in all reaches. The highest diversity was registered during flood times. The sampled areas showed different responses to flow action; the highest area was less affected, while the lowest area exhibited a positive relation with higher flow. No difference was found in diatom composition or diversity on the three substrates. Tota stream is a low diversity system with slight changes along its length and among substrates, and its diatom community responds to hydroclimatic-seasonal changes and nutrient gradients.

Key words. Longitudinal gradient, Flow, Phosphates, natural substrates, reaches.

INTRODUCCIÓN

Los ríos por la complejidad y la heterogeneidad de las cuencas, presentan gradientes espaciales en los descriptores físicos e hidrológicos, así como en la distribución de los organismos (Lampert & Sommer 1997). Las variaciones se manifiestan desde las zonas de cabecera hasta la cuenca baja y su efecto se expresa en la estructura de las comunidades acuáticas (Izaguirre & Elosegi 2005, Allan & Castillo 2007, Passy & Blanchet 2007).

Estudios realizados a escala regional (Hill *et al.* 2000 y Munn *et al.* 2002) y entre Ecoregiones (Pan *et al*. 2000, Tison *et al.* 2005) revelan que existen factores indirectos (geología, hidrología o el clima), que operan a nivel de la cuenca; así como factores intermedios y directos que por su influencia en los tramos, hábitats y sustratos determinan la estructura de la comunidad de diatomeas (Griffith *et al.* 2002, Snyder *et al*. 2002, Lindstrøm *et al.* 2004, Salmaso & Braioni 2007, Stevenson 1997).

La comunidad de algas bénticas es la base energética en los sistemas fluviales por su contribución a la producción primaria y tiene interés en la ecología por los patrones de distribución como respuesta a las condiciones ambientales (Harding *et al.* 2005). Particularmente se ha prestado atención a las diatomeas como componentes importantes de la biota, por el aporte a la riqueza y diversidad, su carácter cosmopolita, la utilización como indicadores de los ambientes acuaticos (Ibelings *et al*. 1998, Lavoie *et al.* 2004, Passy & Blanchet 2007) así como, la especificidad a diferentes sustratos (Verb *et al.* 2001). Con relación al estudio de la organización jerárquica de los sistemas fluviales (Wilderman 1987, Sabater *et al.* 1998, Salmaso & Braioni 2007), se ha demostrado que las diatomeas no tienen una distribución al azar, sino que son el producto de las interacciones espaciales y temporales de los factores abióticos.

En Colombia algunos trabajos se han enfocado al estudio de las comunidades de diatomeas en ríos de alta montaña tropical cuyo propósito ha sido entender los factores que determinan el funcionamiento de los sistemas lóticos, (Martínez & Donato 2003, Rivera-Rondón & Díaz-Quirós 2004, Zapata & Donato 2005, Castellanos & Donato 2008, Morales *et al*. en prensa). Estos indican que los sistemas de alta montaña responden a las variables climáticas e hidrológicas y que las mismas determinan el crecimiento y la estabilidad de la comunidad de diatomeas.

Puesto que dichas investigaciones son producto de detalladas observaciones realizadas en zonas puntuales; este trabajo constituye un aporte al entendimiento de la comunidad de diatomeas. Se estudió la diatomoflora en diferentes tramos y sustratos ubicados a lo largo de un gradiente longitudinal y su relación con las variables ambientales.

MATERIALES Y MÉTODOS

Sitio de estudio

El río Tota se origina en la cordillera oriental colombiana, recorre el departamento de Boyacá y el área de su cuenca de drenaje es 340.6 Km^2. La temperatura promedio anual del área es de 15º C, la precipitación media anual es 730.5 mm y presenta un régimen de lluvias bimodal. El primer periodo va de abril a mayo y el segundo de octubre a noviembre. El período de menor precipitación se presenta de diciembre a febrero. La zona de estudio se encuentra intervenida, su vegetación natural ha sido remplazada por pastos para uso ganadero y en la riberas del río la vegetación predominante es *Alnus acuminata*, *Eucaliptus globulus y Salix humboldtiana* (Castro & Donato 2008).

Muestreo

El estudio de la comunidad de diatomeas del río Tota se realizó a lo largo de diferentes tramos del río, tomando para su estudio tres puntos de referencia (Figura 1). El primer tramo de estudio se encuentra ubicado a la altura del municipio de Tota (2860 msnm, 05º33´36LN, 73º02´45´´), sitio en el que el río muestra características de la cuenca alta, presenta un hábitat fluvial conservado y con óptimas condiciones físicas y químicas del agua.

La segunda estación está en el municipio de Cuítiva, (2560 msnm, 05º58´15´´LN, 72º98´64´´LO); conserva las condiciones naturales del sistema y presenta vertimiento de nutrientes provenientes de las actividades agrícolas. Por último se encuentra el tramo en

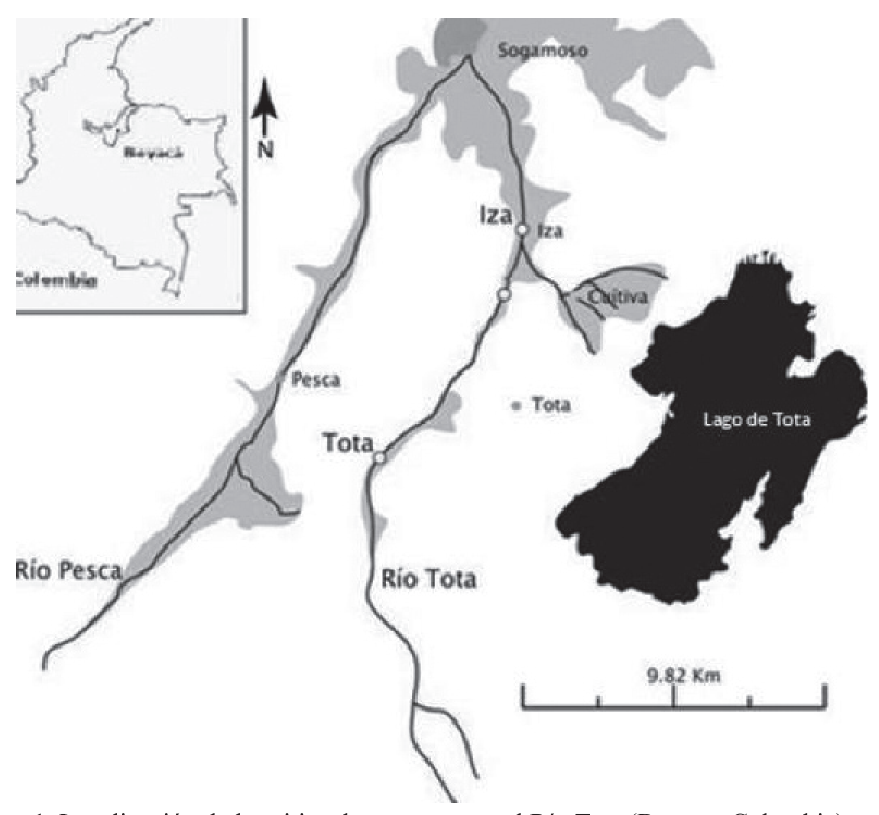


Figura 1. Localización de los sitios de muestreo en el Río Tota (Boyaca, Colombia).

el municipio de Iza (2523 msnm, 05º61´28´´ LN, 72º98´57´´ LO), se caracteriza por un hábitat fluvial alterado, mayor velocidad del agua respecto a las anteriores estaciones y es afectado por los vertimiento de las actividades urbanas.

Las campañas de muestreo se llevaron a cabo, tanto en la temporada de bajo como alto caudal (diciembre de 2006 a abril de 2007 y agosto a octubre de 2007 respectivamente). Se tomaron muestras de la comunidad de diatomeas pertenecientes a los coriotopos tronco, roca y hojarasca. Se seleccionó al azar tres réplicas por coriotopo, y de cada uno se colectó una biopelícula de 7 cm^2 tomada con la ayuda de un cepillo raspador. El material obtenido se almacenó en recipientes plásticos independientes y se preservó en formol al 4%.

Se midieron las variables ambientales caudal, temperatura del agua, concentración de oxígeno disuelto, conductividad y pH, mediante el equipo portátil multiparámetro YSI modelo 5563-10 MPS en las cada una de las tres estaciones. Se siguieron los métodos APHA (1998) para la medición de Nitrógeno Total (NTK), amonio, fosfatos, nitratos y nitritos.

Análisis de diatomeas

Las muestras se limpiaron mediante el método de oxidación con H_2O_2 y HCl. Se realizaron montajes permanentes con Naphrax. La identificación de las diatomeas se realizó en microscopio óptico (1000X) y se contaron 400 frústulos en cada muestra. Los datos biológicos se presentaron en abundancia relativa de las especies (Pan *et al.* 1996 y Leira & Sabater 2005) y su identificación se hizo de acuerdo con Krammer & Lange-Bertalot (1986, 1991 a, b), Lange-Bertalot (1993, 2001), Kelly 2000), Krammer (2002), las descripciones propuestas por Round *et al.* (1990) y la clave de multiacceso (Bennion *et al.* 2005).

Análisis de la información

Se describió la composición de cada sustrato, tramo y periodo estudiado y se calculó el índice de diversidad de Shannon (H), con base en el programa PAST- Paleontological Statistics, versión 1.34 (Øyvind *et al.* 2005). Para probar si se presentaron cambios en la diversidad entre los periodos, estaciones o sustratos, se realizaron análisis de varianza (ANOVA) y pruebas de comparación múltiple de Scheffé y Bonferroni usando el programa STATISTIX para Windows, versión 7.0. Se comprobó previamente la normalidad de los datos con la prueba Shapiro – Wilk. Los datos que no se ajustaron a dicho supuesto se normalizaron con las transformaciones logaritmo natural y raíz cuadrada.

Las diatomeas se analizaron con un Detrended Correspondence Análisis (DCA) el cual definió la longitud del gradiente de los dos primeros ejes (< 3.0 SD) (ter Braak & Prentice 1988, Lepš & Šmilauer 1999). Con base en este resultado, entonces se realizó un análisis de redundancia (RDA) que explicó el patrón de ordenación de la comunidad a partir de las variables físicas y químicas y la significancia del modelo se evaluó mediante un test de Monte Carlo (999 permutaciones). El análisis se ejecutó con las especies (37 de las 123 reportadas), que presentaron una abundancia relativa superior al 1% y se encontraron por lo menos en tres de las muestras observadas (Winter & Duthie 2000).

Para reducir el efecto de la variación, la abundancia de los taxones se transformó con raíz cuadrada; mientras que todos los datos ambientales, excepto el pH, se transformaron logarítmicamente para reducir la distribución sesgada (Leira & Sabater 2005). Las variables ambientales incluidas en la ordenación fueron

caudal, conductividad, amonio, fosfatos (PO_4^{-3}), nitrógeno total (NTK) y pH. Este análisis se realizó empleando el programa CANOCO para Windows, versión 4.5 (ter Braak & Smilauer 2002).

RESULTADOS

Aspectos limnológicos

Se registraron tanto caudales bajos durante la época seca (0.14 m^3s^{-1}) como mayores valores en la temporada de lluvias (1.5 m^3s^{-1}) (Figura 2a). Además de un gradiente altitudinal (11.4ºC a 16.7ºC), se reportaron valores altos de temperatura en la época seca, mientras que durante las lluvias se presentó un comportamiento homogéneo (12.8 ºC). La conductividad se incrementó aguas abajo, con un mayor registro en el tramo Iza (de 21 a 197 $\mu S\ cm^{-1}$).

Los valores promedio de oxigeno disuelto fueron de 7.55 mg l^{-1} durante la época seca (diciembre – abril) y de 8.41 mg l^{-1} en la época de aguas altas (agosto - octubre). Se destaca el comportamiento de este parámetro en la estación Iza (Figura 2f), donde al inicio de aguas altas se reportó un valor superior al de las estaciones aguas arriba. El valor promedio de pH fue 7.22 con un máximo de 8.1 y un mínimo de 6.7 (Figura 2c). Se registraron concentraciones constantes de nitrógeno total con un incremento sustancial en el mes de abril (Figura 2b). El amonio tuvo un valor promedio de 0.15 mg l^{-1}, el valor máximo se presentó en el mes de octubre (Figura 2e). Los valores de fósfatos mostraron mayores concentraciones en aguas bajas y menores los meses de mayor caudal; en todos los casos, los mayores se encontraron en Iza (Figura 2d). Los datos de nitratos y nitritos estuvieron siempre por debajo del límite de detección (0.01 mg l^{-1}).

La comunidad de diatomeas

Las diatomeas estuvieron representadas por un total de 123 especies, agrupadas en 34 géneros (*Amphora, Brachysira, Caloneis, Cocconeis, Craticula, Cyclotella, Cymbella, Diadesmis, Diploneis, Encyonema, Epithemia, Eunotia, Fragilaria, Frustulia, Gomphonema, Gyrosigma, Hannea, Hantzschia, Luticola, Melosira, Meridion, Navicula, Neidium, Nitzschia, Pinnularia, Placoneis, Planothidium, Reimeria, Rhoicosphenia, Rhopalodia, Stauroneis, Surirella, Synedra y Tabellaria*).

Algunos se presentaron de manera abundante, destacándose la presencia de los géneros *Rhoicosphenia*, *Nitzschia, Navicula* y *Reimeria* y en menor proporción *Synedra* y *Cocconeis*. Géneros como *Melosira* y *Epithemia* fueron abundantes en los meses de diciembre y abril.

Cambios estacionales en la hidrología y la respuesta de las diatomeas

Para todos los muestreos y en términos amplios, la especie predominante fue *Rhoicosphenia abbreviata*, sin embargo se presentaron cambios en la composición de especies codominantes.

Durante aguas bajas (diciembre – abril), *Melosira varians* fue la especie codominante, mientras que a partir de agosto lo fue *Reimeria sinuata*. Los restantes taxones abarcaron abundancias relativas que comprenden del 5 al 0.1%.

El valor promedio de la diversidad de Shannon (H`) fue 1.88 nits ind $^{-1}$. Los máximos se presentaron en agosto y octubre y los mínimos en diciembre y abril (Figura 3). Se registró un incremento progresivo en el número de especies dominantes hasta el final del estudio.

Figura 2. Valores promedio de los parámetros físicos y químicos en las tres estaciones del río Tota durante los cuatro meses de muestreo (diciembre de 2006, abril, agosto y octubre de 2007). a) Caudal, b) Nitrógeno Total, c) pH y d) PO_4^{-3} e) Amonio, f) Oxígeno disuelto.

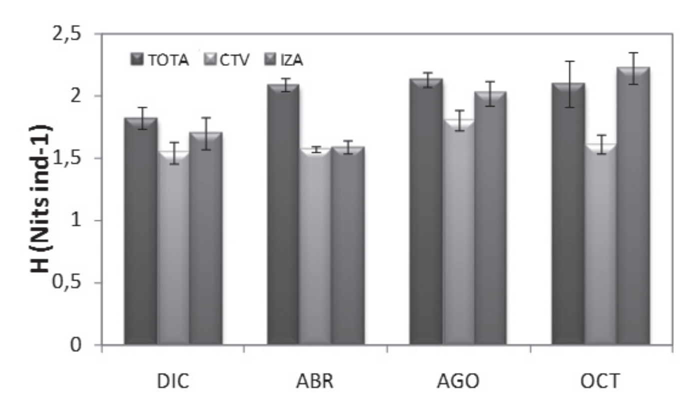


Figura 3. Índice de diversidad de Shannon en las estaciones de estudio.

El análisis de varianza estableció que la diversidad (n=107, F=11,28, p < 0,001) fue estadísticamente diferente durante el tiempo de muestreo. La prueba de Bonferroni definió que la diversidad fue homogénea para los meses de diciembre y abril (p> 0.05) (caudales bajos) y difieren de la encontrada para agosto y octubre (caudales altos) (p< 0.05).

Relevancia del gradiente altitudinal

Se estableció que en todas las estaciones existen diferencias significativas en la diversidad (n=107, F=25,85, p<0,001).

Estación Tota

Durante diciembre (2006) y abril (2007), fue dominante *Melosira varians* y *Rhoicosphenia abbreviata* la codominante; sin embargo con el incremento en el nivel del agua (agosto y octubre), *Rhoicosphenia abbreviata* fue la abundante con la aparición de otras especies como *Synedra ulna, Reimeria sinuata* o *Nitzschia dissipata* (Figura 4 a,b,c y d). En agosto se presentó la mayor diversidad (Figura 3). De acuerdo con la comparación múltiple de la prueba de Scheffe (p>0.005) la diversidad durante los 4 meses de observación se comportó de manera homogénea. La variación en la dominancia de especies no alteró la composición de la comunidad de diatomeas.

Estación Cuítiva

Fue la mas homogénea en cuanto a diversidad y variación temporal debido a los valores altos de abundancia encontrados para *Rhoicosphenia abbreviata*; se destacan como codominantes en diciembre y abril *Melosira varians* y *Epithemia sorex*; no obstante disminuyeron sus abundancias durante la temporada de caudal alto (Figura 4e, f, g y h). Los meses de bajo caudal presentaron menores valores de diversidad. En agosto se registró el máximo valor. La comparación temporal de la diversidad de acuerdo con Scheffe (p> 0.005), señaló que la comunidad de diatomeas fue homogénea en el tiempo estudiado.

Estación Iza

En este tramo *Rhoicosphenia abbreviata* fue dominante, aunque también se presentó un incremento progresivo del número especies como *Navicula capitatoradiata, Cocconeis placentula y Reimeria sinuata* entre otras (figura 4 i, j, k y l). Se presentaron diferencias en la diversidad entre los meses de observación. De acuerdo con Scheffe (p> 0.005) la diversidad de la comunidad es homogénea entre los muestreos de agosto y diciembre, y fue diferente en los de abril y octubre.

Variación entre sustratos

Se encontraron diferencias significativas en la diversidad (n=107, F=8,27, p<0,05), entre los sustratos hoja, roca y tronco. El sustrato roca es el que mas se aleja del comportamiento de los otros sustratos. Sin embargo, la comparación entre medias de Scheffe para la diversidad entre los meses y sustratos establecieron que tales diferencias solo se presentan para los meses de diciembre y octubre (F= 1.92, p<0.05) (Figura 5). A pesar de que estadísticamente se establecieron diferencias para la diversidad de diatomeas para el sustrato roca, estas diferencias no se evidenciaron en la composición de los grupos dominantes, pues para todos los sustratos se encontró una composición de especies similar.

En cuanto a la relación entre el tipo de sustrato y el efecto de los tramos, se detectaron diferencias significativas en la interacción mes-sustrato para la diversidad de Shannon (F=4.82 p=0.003). Con la prueba de Bonferroni se estableció que la estación Iza y Cuítiva presentaron comportamiento homogéneo para los tres sustratos, mientras que la estación Tota exhibió heterogeneidad entre los sustratos.

Figura 4. Variación temporal del porcentaje de abundancia de las especies mas comunes en las estaciones Tota (a, b, c y d), Cuítiva (e,f,g y h) e Iza (i,j,k y l).

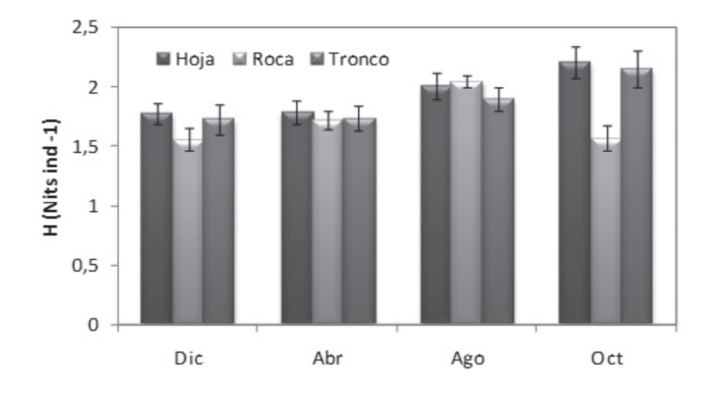


Figura 5. Valores promedio de diversidad de Shannon en los sustratos estudiados.

Asociación de diatomeas con variables ambientales

La ordenación ejecutada a partir del RDA explicó el 30% de la varianza de los datos en los tres primeros ejes. El caudal y la conductividad se asociaron negativamente con el primero (14%); mientras que el amonio se asoció principalmente con el segundo eje (11%).

La relación de la varianza de las especies con las variables ambientales permitió establecer cinco grupos de especies (figura 6a): a) Especies de aguas con alto caudal y conductividad: *Diadesmis contenta, Planothidium lanceolata, Tabellaria floculosa, Nitzschia* sp_2, *Navicula leptostriata, N. phyllepta, Luticola goepertiana* y *Fragilaria rumpens*. b) Especies asociadas a bajas concentraciones de fósforo: *Fragilaria vaucheriae, Encyonema minuta, E. silesiaca, Nitzschia dissipata, Navicula rhynchocephala* y *Frustulia vulgaris.* c) Especies asociadas con altas concentraciones de nitrógeno total y bajos valores de conductividad y caudal: *Epithemia sorex, Navicula cryptocephala, Gomphonema pseudoaugur, G. gracile, G. clavatum, Surirella angusta, Melosira varians* y *Nitzschia* sp 3. d) Especies asociadas a altas concentraciones de fosfato: *Navicula capitatoradiata* y *Rhopalodia brevissonii.* y e) Especies asociadas con alta concentración de amonio y valores mayores de pH : *Navicula schoroeterii, N. minima, N. gregaria, Rhoicosphenia abbreviata, Reimeria sinuata, Cocconeis placentula* y *Gomphonema parvulum.*

La agrupación de los tramos durante sus diferentes muestreos y las variables ambientales indicaron que los tramos se organizan para el primer eje en un gradiente de mayor a menor caudal es decir desde Iza hasta Tota (Figura 6b). En el segundo eje se identificó un gradiente de nutrientes particularmente de amonio y fosfatos, que para el caso del primero va desde la estación Iza hasta Tota y en los fosfatos se definió desde la estación Tota hasta Cuitiva e Iza.

DISCUSIÓN

El caudal y la temperatura del agua respondieron sincrónicamente a la variación climática de la zona, debido a la reconocida influencia de la hidrología sobre los sistemas de montaña (Margalef 1983). Sin embargo, no se observó el mismo comportamiento para el pH, oxígeno disuelto y la disponibilidad de nutrientes, los cuales mostraron respuestas diferentes asociadas por un lado, con la variación altitudinal y por otro, con las condiciones ambientales particulares de cada una de las estaciones.

De este modo, la temperatura del agua responde tanto al gradiente altitudinal como a los sectores intervenidos del corredor los cuales reciben una mayor intensidad lumínica. Esto explicaría la importancia y la conservación del corredor ripario a lo largo del eje vertical del río (Dollar 2004 y Richardson & Danehy 2007). Esta situación contrasta con el oxigeno disuelto cuyos cambios estarían relacionados con factores como la morfología o la pendiente del canal lo que favorece la difusión del gas desde la atmósfera (Allan & Castillo 2007).

No existe un patrón longitudinal ni temporal para NTK, aunque si bien, para el amonio (NH_4) hay una variación espacial puede ser un indicio que la disponibilidad de ambos no se relaciona con el caudal ni con las variaciones hidroclimáticas. En el caso del PO_4^{-3} la disponibilidad es inversa con la descarga, lo que explica el papel del caudal y su efecto de dilución.

La composición de diatomeas del rio Tota es similar a la reportada para los ríos de alta montaña con especies de amplia distribución geográfica como *Rhoicosphenia abbreviata, Gomphonema parvulum, Synedra ulna, Melosira varians, Reimeria sinuata, Navicula cryptocephala*, *N. gregaria* y *Planothidium lanceolata* entre otras (Passy 2001, Zapata & Donato 2005).

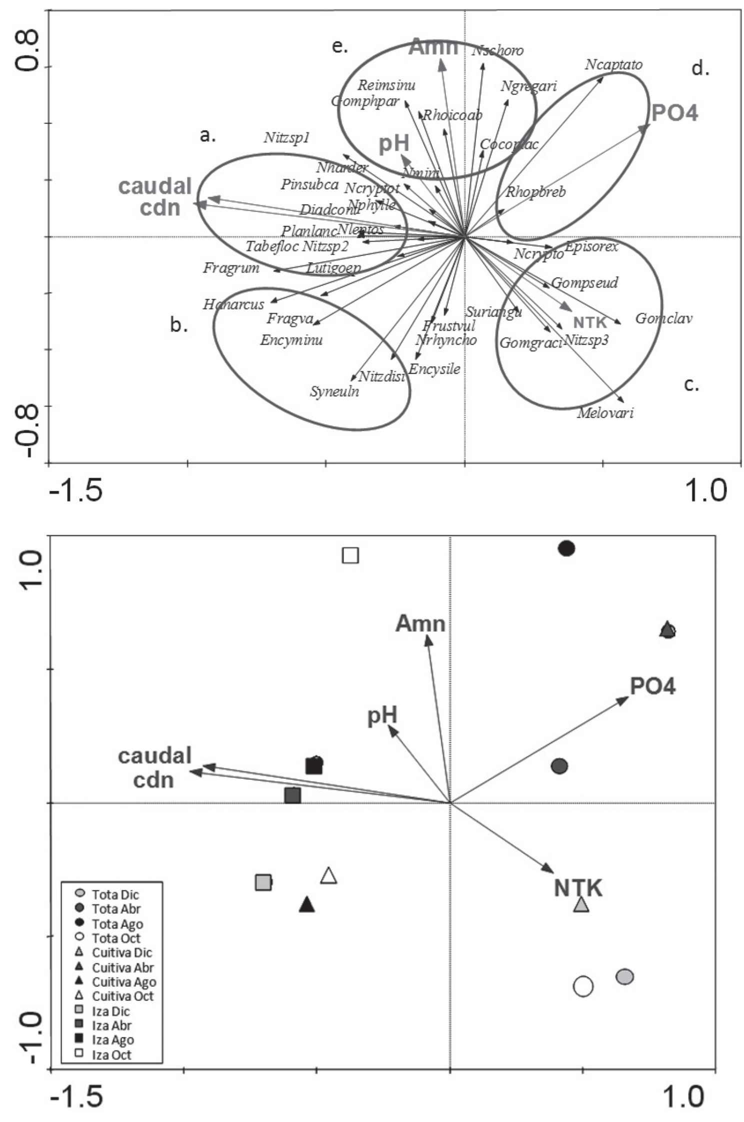


Figura 6. Gráficas de ordenación de la comunidad de diatomeas del río Tota. a) Biplot basado en el análisis de redundancia de la comunidad de diatomeas del río Tota con respecto a las variables ambientales (caudal, pH, conductividad (cdn), amonio (Amn), nitrógeno total (NTK) y PO_4^{-3}) en tres microhábitats del río (Tota, Cuítiva e Iza). b) Biplot basado en el análisis de redundancia de las variables ambientales y los periodos de observación.

Convenciones: *Nitzschia sp 1;* Nitzsp1, *Rhoicosphenia abbreviata;* Rhoicoabb, *Fragilaria capucina var. vaucheriae;* Fragilcapva, *Planothidium lanceolata;* Planlanc, *Navicula minima;* Nmini, *Encyonema silesiaca;* Encysile, *Gomphonema parvulum;* Gomphpar, *Navicula phyllepta;* Nphylle, *Cocconeis placentula;* Cocoplac; *Synedra ulna;* Syneuln, *Reimeria sinuata;* Reimsinu, *Navicula gregaria;* Ngregari, *Navicula schoroeteri*, Nschoro, *Tabellaria floculosa,* Tabefloc, *Fragilaria capucina var. rumpens;* Fragrum, *Nitzschia dissipata;* Nitzdisi, *Melosira varians;* Melovari, *Pinnularia subcapitata;* Pinsubca, *Navicula cryptocephala; Ncrypto, Nitzschia* sp 2; Nitzsp2, *Navicula cryptotenella;* Ncryptot, *Navicula rhynchocephala;* Nrhyncho, *Diadesmis contenta;* Diadcont, *Gomphonema gracile*; Gomgraci, *Frustulia vulgaris;* Frustvul, *Luticola goeppertiana;* Lutigoep, *Hannea arcus;* Hanarcus, *Encyonema minuta;* Encyminu, *Surirella angusta;* Suriangu, *Navicula harderii,* Nharder, *Navicula leptostriata;* Nleptos, *Gomphonema clavatum;* Gomclav, *Navicula capitatoradiata;* Ncaptato, *Rhopalodia brebisonii*; Rhopbreb, *Gomphonema pseudoaugur;* Gompseud, *Epithemia sorex;* Episorex, *Nitzschia* sp *3;* Nitzsp3

En términos generales este sistema presentó baja diversidad algal, dominancia de una sola especie, así como una reducida abundancia para la mayoría de los taxones. La baja heterogeneidad de la composición algal entre tramos, junto con la dominancia de *Rhoicosphenia abbreviata* permite suponer que el rio presenta condiciones homogéneas entre los segmentos en cuanto a disponibilidad de recursos y condiciones del hábitat (Allan & Castillo 2007). Esto explica la similitud de diatomeas en los coriotopos así como en la composición entre los diferentes tramos estudiados.

Sin embargo, respuestas temporales en la diversidad y composición coincidieron con el cambio en las condiciones hidroclimáticas, lo que permite concluir que la comunidad está sujeta principalmente a las variaciones del caudal. La acción temporal del caudal sobre el ensamblaje de diatomeas del río Tota se resume en dos efectos: (I) incrementó los valores de diversidad de especies conforme aumentó el flujo y (II) produjo un cambio de los principales taxones, es decir influyó en la abundancia relativa.

El incremento en la diversidad se explica por el papel del caudal que crea una mayor dinámica en el río a partir del disturbio producido por la inundación y facilita la dispersión de las especies (Lamers *et.al.* 2006). La persistencia de asociaciones de diatomeas en condiciones de bajo o alto caudal responde a las adaptaciones mecánicas de las especies. *Melosira varians* en la estación seca responde al aprovechamiento de un entorno estable, que facilita el establecimiento de largas colonias dada su condición de colonizador típico bajo condiciones de reducida velocidad (Biggs & Thomsen 1995, Kelly 2000, Passy 2001, Salmaso & Braioni 2007).

Con los aumentos en el flujo aparecen especies (*Synedra ulna, Rhoicosphenia abbreviata* y *Cocconeis placentula*) con adaptaciones como pedúnculos y adherencia al substrato que permiten resistir el efecto de la turbulencia y la corriente (Stevenson & Peterson 1989, Biggs *et al.* 1998).

La respuesta de estas comunidades a las variaciones hídricas en el sistema son contrarias a las observadas previamente en este sistema por Martínez & Donato (2003) y Zapata & Donato (2005) quienes establecieron para el mismo río que, la biomasa de diatomeas bénticas es regulada en primera instancia por las variables hidrológicas (caudal y velocidad de la corriente), en particular cuando el caudal es muy bajo la abundancia y la biomasa aumentan considerablemente. Así mismo, contradice el patrón establecido en otros estudios de algunos sistemas fluviales de zonas templadas, donde se reportó un mayor desarrollo de las comunidades perifíticas durante las estaciones de aguas bajas y reducciones en la diversidad durante la época de lluvias (Stevenson & Peterson 1989 y Salmaso & Braioni 2007).

La velocidad de la corriente del agua es considerada como uno de los factores que genera la pérdida de biomasa por inestabilidad de sustratos y desprendimiento de las biopelículas perifíticas (Allan & Castillo 2007), no obstante la respuesta al caudal de las diatomeas en el río Tota se explica por los siguientes factores:

(I) Permanencia de diatomeas pedunculadas y postradas las cuales son resistentes a la acción de la corriente (Wu *et al.* 1999), (II) Pérdida de colonias y la consecuente liberación de nuevos espacios para la colonización de algas solitarias o colonias no filamentosas (*Gomphonema parvulum, Nitzschia dissipata, Navicula cryptotenella, Luticola goepertiana, Diadesmis contenta, Reimeria sinuata* o *Encyonema sinuata*), (III) disminución en la migración de diatomeas fusiformes como *Synedra ulna,* aumentando la abundancia en los sustratos (Passy 2001) y (IV) aumento de

la tasa de intrusión de las especies estimulando el crecimiento de nuevos taxones (Stevenson & Peterson 1989). Es importante anotar que junto al caudal, nutrientes como el amonio y fosfatos determinan la respuesta diferencial de las diatomeas del río Tota.

Dado que las variables incluidas en este estudio no explican la diferencia entre los diferentes tramos (Tota e Iza), es posible que factores fisiográficos como la morfología del lecho, el uso del suelo o las condiciones del hábitat fluvial pueden influir en la comunidad perifítica (Snyder *et al.* 2002, Potapova & Donald 2002, Leira & Sabater 2005), sin embargo se requieren más estudios que permitan confirmar esta hipótesis.

Con relación a la composición de diatomeas en los coriotopos no se identificó especificidad de especies por alguno de ellos. Esto es contrario a lo encontrado por Sabater *et al.* (1998), quienes registraron para ríos mediterráneos mayor diversidad en la comunidad asociada a los troncos respecto a la comunidad epilítica, debido a la irregularidad que presenta el sustrato leñoso.

En conclusión, el río Tota es un sistema de diversidad baja, con leves variaciones longitudinales y entre coriotopos. La comunidad de diatomeas responde a la variación estacional hidrológica y a los gradientes tanto de amonio como de fosfatos definidos a lo largo de las estaciones del río.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a la División de investigaciones de la Sede Bogotá de la Universidad Nacional de Colombia y a la Fundación para el Desarrollo de la Investigación del Banco de la República por el soporte económico recibido para adelantar este estudio. A La familia Castro – Rebolledo por su apoyo en el Batan. Este estudio fue financiado también por aportes financieros adicionales a través del proyecto Cambios Globales en Sistemas Fluviales: “Efectos Sobre La Biodiversidad, La Red Trófica y el Funcionamiento del Sistema” brindados por Colciencias y la Fundación BBVA.

LITERATURA CITADA

Allan, J. D. & M.M. Castillo. 2007. Stream Ecology, structure and function of running waters. Second Edition. Springer. The Netherlands.

American Public Health Association (APHA). 1998. Standard methods for examination of water and wastewater. American Public Health Association. Washington. 19th Edition.

Bennion, H., E. Cox, B. Goldsmith, J. Jamieson, S. Juggins, M. Kelly, D. Mann & R. Telford. 2005. Common Freshwater Diatoms of Britain and Ireland. A multi-access key. Consultado en abril de 2008. craticula.ncl.ac.uk/EADiatomKey/html/Craticula.html.

Biggs, B.J.F., D.G. Goring & V.I Nikora. 1998. Subsidy and stress responses of stream periphyton to gradients in water velocity as a function of community growth form. J. Phycol. 34: 598-607.

Biggs, B. J., & H.A. Thomsen. 1995. Disturbance of stream periphyton by perturbation in shear stress: time to structural failure and differences in community resistance. J. Phycol. 31: 233-241.

Castellanos, S.L. & J.C. Donato. 2008. Biovolumen y sucesión de diatomeas bénticas. En: J.C. Donato (Ed.). Ecología de un río de montaña de los Andes colombianos (río Tota, Boyacá). Universidad Nacional de Colombia, Facultad de Ciencias, Bogotá: 127-144.

Castro M.I. & J.C. Donato. 2008. El entorno natural del río Tota. En: J.C. Donato (Ed.). Ecología de un río de montaña de los Andes colombianos (río Tota, Boyacá). Universidad Nacional de Colombia, Facultad de Ciencias, Bogotá: 73-79.

DOLLAR, E.S.J. 2004. Fluvial geomorphology. Progress in Physical Geography 28(3): 405-450

GRIFFITH, M.B., B.H, HILL., A.T. HERLITHY & P. R. KAUFMANN. 2002. Multivariate analysis of periphyton assemblages in relation to environmental gradients in Colorado rocky mountain streams. J. Phycol 38: 83-95.

HARDING, W.R., C. ARCHIVALD & J. TAYLOR. 2005. The relevance of diatoms for water quality assessment in South Africa: A position paper. Water S.A (1). www.wrc.org.za.

HILL, B.H., A.T. HERLIHY., P.R. KAUFMANN, J. STEVENSON, F.M. MCCORMICK & C. BURCH JOHNSON. 2000. Use of periphyton assemblage data as an index of biotic integrity. J. N. Am. Benthol. Soc. 19:50-67.

IBELINGS, B., W. ADMIRAAL, R. BIJKERK, T. LETSWAART & H. PRINS. 1998. Monitoring of algae in Dutch rivers: Does it meet its goals?. J. Appl. Phycol. 10: 171-181.

IZAGIRRE, O & A. ELOSEGI. 2005. Environmental control of seasonal and inter-annual variations of periphytic biomass in a North Iberian stream. Ann. Limnol. - Int. J. Lim. 41 (1): 35-46.

KELLY, M. 2000. Identification of benthic diatoms in rivers. Field Studies 9: 583-700.Krammer, K & Lange-Bertalot. 1986. Sußwasserflora von Mitteleuropa. Bacillariophyceae 1, Teil: Naviculaceae. Gustav Fischer Verlag Stuttgart.

KRAMMER, K & H. LANGE-BERTALOT. 1991a. Sußwasserflora von Mitteleuropa. Bacillariophyceae 4, Teil: Achnanthaceae, Kritische Ergänzungenzu Navicula (Lineolatae) und Gomphomena Gesamtlit eraturverzeichnis Teil 1-4. Gustav Fischer Verlag Stuttgart.

KRAMMER, K & H. LANGE-BERTALOT. 1991b. Sußwasserflora von Mitteleuropa. Bacillarophyceae 3, Teil: Centrales, Fragilariaceae, Eunotiaceae. Gustav Fischer Verlag Stuttgart.

KRAMER, K. 2002. Diatoms of Europe, Volume 3: Diatoms of the European Inland Waters and Comparable Habitats. Host Lange-Bertalot (Ed). A.R.G Gantner Verlag K. G. Stuttgart.

LANGE-BERTALOT, H. 1993. Bibliotheca Diatomologica, 85 New Taxa und über 100 weitere neu definierte Taxa ergänzend zur Süßwasserflora von Mitteleuropa. Vol 2/1-4. J. Cramer. Stuttgart.

LANGE-BERTALOT, H. 2001. Diatoms of Europe, Volume 2: Diatoms of the European Inland Waters and Comparable Habitats. Host Lange-Bertalot (Ed). A.R.G Gantner Verlag K. G. Stuttgart.

LAMERS, L.P.M., R. LOEB, A.M. ANTHEUNISSE, M, MILETTO & E.C.H.E.T. LUCASSEN. 2006. Biogeochemical constraints on the ecological rehabilitation of wetland. En: R.S.E.W. Leuven, A.M.J. Ragas, A.J.M. Smits & G. van der Velde (eds), Living Rivers: Trends and Challenges in Science and Management. Hydrobiologia 565:165–186.

LAMPERT, W & U. SOMMER. 1997. Limnoecology: the ecology of lakes and streams. Oxford University Press Inc.

LAVOIE, I., W. VINCENT, R. PIENITZ & J. PAINCHAUD. 2004. Benthic algae as bioindicators of agricultural pollution in the streams and rivers of southern Quebec (Canada). Aquatic ecosystem health & Management 7(1):43-58.

LEIRA, M. & S. SABATER. 2005. Diatom assemblages distribution in Catalan rivers, NE Spain in relation to chemical and physiographical factors. Water Research 39: 73-82.

LEPŠ, J & P. ŠMILAUER. 1999. Multivariate Analysis of Ecological Data. Faculty of Biological Sciences, University of South Bohemia Ceské Budejovice.

LINDSTRØM, E-A., W. J. STEIN & T. SALORANTA. 2004. Periphyton in running waters – long-term studies of natural variation. Hydrobiologia 521: 63-86.

MARGALEF, R. 1983. Limnología. Ed Omega. Barcelona.

MARTINEZ, L. & J. DONATO. 2003. Efectos del caudal sobre la colonización de algas en

un río de alta montaña tropical. Caldasia 25(2): 337-354.

Morales, S., J. Donato & M. I. Castro. En imprenta. Respuesta de *Navicula rhynchocephala* (Bacillariophyceae) al incremento de nutrientes en un arroyo andino (Colombia). Acta Biológica Colombiana.

Munn, M., R. Blacvk & S. Gruber. 2002. Response of benthic algae to environmental gradients in an agriculturally dominated landscape. J. N. Am. Benthol. Soc. 21(2):221-237.

Øyvind, H., D.A.T. Harper & P.D. Ryan. 2005. PAST - Palaeontological Statistics, ver. 1.34.

Pan, Y., J. Stevenson, B. Hill, A. Herlihy & G. Collins. 1996. Using diatoms as indicators of ecological conditions in lotic systems: a regional assessment. J. N. Am. Benthol. Soc. 15(4):481-495.

Pan, Y., J. Stevenson, B. Hill, A. Herlihy & A.T. Herlihy. 2000. Ecoregions and benthic diatom assemblages in Mid-Atlantic highland streams, USA. J. N. Am. Benthol. Soc. 19: 518-540.

Passy, S. I. 2001. Spatial paradigms of lotic diatom distribution: a landscape ecology perspective. J. Phycol. 37: 370-378.

Passy, S & G. Blanchet. 2007. Algal communities in human-impacted stream ecosystems suffer beta-diversity decline. Diversity and Distributions 13: 670-679.

Potapova, M.G & F. Donald. 2002. Benthic diatoms in USA Rivers: distributions along spatial and environmental gradients. Journal of Biogeography. 29:167-187.

Richardson, J. S. & R.J. Danehy. 2007. A Synthesis of the Ecology of Headwater Streams and their Riparian Zones in Temperate forest. Fort Sci. 53: 131 – 147.

Rivera-Rondón, C. & Y.C. Díaz-Quirós. 2004. Grandes taxones de fitobentos y su relación con la hidrología, física y química de pequeños ríos andinos. Universitas Scientiarun, Revista de la Facultad de Ciencias Pontificia Universidad Javeriana 9: 75-96.

Round, F.E., R. M. Crauford & D.G. Mann. 1990. The Diatoms, Biology & Morphology of the genera. Cambridge University Press. Cambridge.

Sabater, S., S.V. Gregory & J.R. Sedell. 1998. Community dynamics and metabolism of benthic algae colonizing wood and rock substrata in a forest stream. J. Phycol. 34: 561-567.

Salmaso, N. & M. G. Braioni. 2007. Factors controlling the seasonal development and distribution of phytoplankton community in the lowland course of a river in Northern Italy (River Adige). Aquat ecol. DOI 10.1007/s10452-007-9135-x.

Snyder, E.B., C.T. Robinson, W. Minshall & S.R. Rushforth. 2002. Regional patterns in periphyton accrual and diatom assemblage structure in a heterogeneous nutrient landscape. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 59: 564-577.

Stevenson, R. J. & C. G. Peterson. 1989. Variation in benthic diatom immigration with habitat characteristics and cell morphology. J. Phycol. 25: 120-129.

Stevenson, R.J. 1997. Scale-dependent determinants and consequences of benthic algal heterogeneity. J. North. Am. Benthol. Soc. 16:248-262.

Ter Braak, C.J.F. & C. Prentice. 1988. A theory of gradient analysis. Advances in Ecological Research. 18:271-317.

Ter Braak, C.J.F. & P. Smilauer. 2002. CANOCO Reference Manual and CanoDraw for Windows User's Guide: Software for Canonical Community Ordination (version 4.5).

Tison, J., Y-S. Park, M. Coste, J.G. Wasson, L. Ector, F. Rimet & F. Delmas. 2005. Typology of diatom communities and the influence of hydro-ecoregions: a study on the French hydroecosystem scale. Water Research 39: 3177-3188.

Verb, R.G., A.D Casamatta & L.Vis. Morgan. 2001. Effects of different vegetative substrates on algal composition in vernal mesocosms. Hydrobiologia 455: 111-120.

WILDERMAN, C. 1987. Patterns of distribution of diatom assemblages along environmental gradients in the Severn River estuary, Chesapeake Bay, Maryland. J. Phycol. 23, 209-217.

WINTER, J.G & H.C. DUTHIE. 2000. Stream biomonitoring at an agricultural test site using benthic algae. Can. J. Bot. 78. 1319-1325.

WU, Y., S.E. ANTONIE & D.W. BOWKER. 1999. Colonization of epilithic diatom population of the river Taff, South Wales, U.K. Limnologica 29: 174-185.

ZAPATA, A.M & J.C. DONATO. 2005. Cambios diarios de las algas perifíticas y su relación con la velocidad de corriente en un río tropical de alta montaña (río Tota - Colombia). Limnetica 24: 327-338.

Recibido: 06/05/2008
Aceptado: 30/01/2011